Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein und die Ohrknöchelchen der Anuren.

(Aus dem zoologischen Institute
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT
ZU BERLIN

VON

KONRAD KOTHE
aus Bromberg.

Tag der Promotion: 13. April 1910.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für Naturgeschichte, 76. Jahrg., Berlin 1910.

Nicolaische
Verlags-Buchhandlung R. Stricker.
Berlin.

141

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein und die Ohrknöchelchen der Anuren.

(Aus dem zoologischen Institute
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT
ZU BERLIN

VON

KONRAD KOTHE
aus Bromberg.

Tag der Promotion: 12. April 1910.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für Naturgeschichte, 76. Jahrg., Berlin 1910.

Nicolaische
Verlags-Buchhandlung R. Stricker.
Berlin.

Referenten:

Professor Dr. F. E. Schulze,

Professor Dr. Branca.

Mit Genehmigung der hohen Fakultät kommt hier nur die Arbeit ohne die Tafeln zum Abdruck. Die Arbeit mit den Tafeln wird im Archiv für Naturgeschichte erscheinen.

Die Arbeit ist in vier gesonderten Teilen wiedergegeben:

I. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein von Pelobates fuscus.

II. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein von Rana esculenta.

III. Die Verbindung des Kiemen-Zungenbeinapparates mit dem Schädel bei Pelobates fuscus.

IV. Untersuchungen über die Entwicklung des Operculums und des Plectrums bei Pelobates fuscus.

I. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein von Pelobates fuscus (Laur.).

Die vorliegende Untersuchung über das Zungenbein der Anuren ist im Zoologischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin im Frühjahr 1907 begonnen. Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Professor Dr. Tornier, Kustos am Zoologischen Museum zu Berlin; ich spreche ihm für die mannigfachen Anregungen und Anleitungen, die er mir bei meiner Arbeit gab, sowie für das freundliche Entgegenkommen, welches er mir jederzeit erwiesen hat, meinen aufrichtigen Dank aus.

An gleicher Stelle will ich mir erlauben, allen anderen Herren, die meine Arbeit förderten, meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. F. E. Schulze, dem Direktor des Zoologischen Institutes bin ich zu Dank verpflichtet für die Belehrungen über die Arten der Forschungsmethoden. Desgleichen gestatte ich mir Herrn Geheimrat F. E. Schulze für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, für das Material, Benutzung der Bibliothek und aller zu meiner Arbeit nötigen Hilfsmittel ganz gehorsamst zu danken.

Ebenfalls will ich mir gestatten Herrn Professor Dr. Brauer, dem Direktor des Zoologischen Museums, für die Erlaubnis zur Benutzung des Materials des Zoologischen Museums, sowie für die Erlaubnis zur Benutzung der Bibliothek ganz gehorsamst zu danken.

Herrn Privatdozenten Professor Dr. Deegener, dem ersten Assistenten am Zoologischen Institut danke ich für das Interesse an meinen Untersuchungen, für die Belehrung und Hilfe, welche er mir hat zuteil werden lassen.

Herrn Dr. Berndt, Kustos am Zoologischen Institut spreche ich für die Freundlichkeit, mit der er mich in den Gebrauch der mir zur Verfügung gestellten Instrumente einführte, sowie für das Entgegenkommen bei der Beschaffung des Materials meinen verbindlichsten Dank aus.

Die Wahl des Objekts.

Pelobates fuscus wurde Gegenstand meiner Untersuchungen, weil deren Larven sich durch besondere Größe auszeichnen und hierdurch für meine Untersuchungen als besonders günstig erschienen und es nicht schwer ist die Art in zahlreichen Exemplaren zu erhalten.

Systematische Stellung und geographische Verbreitung.

Die Gattung Pelobates (Weyl.) zu gleichnamiger Familie gehörig, enthält zwei Arten Pelobates fuscus (Laur.) und Pelobates cultripes (Cuv.). P. fuscus ist in Mitteleuropa verbreitet, aber wegen ihrer nächtlichen Lebensweise und ihrer Neigung sich am Tage in der Erde vergraben aufzuhalten seltener angetroffen. P. cultripes bewohnt Frankreich.

Beschaffung der Larven und Aufzucht.

Das von mir zu den Untersuchungen verwandte Material stammt zum weitaus größten Teil aus der Umgegend von Berlin. Als Larven, die ungefähr meinem später angegebenen ersten Stadium entsprechen, überstehen sie bei geeigneter Pflege ohne jede Schwierigkeit die Metamorphose und lassen sich auch als junge Kröten leicht aufziehen. Die Larven fütterte ich mit Ameisenpuppen und Piscidin, die Kröten mit Larven des Mehlkäfers.

Das Material.
Die Konservierung und die Hilfsmittel bei der Untersuchung (Färbetechnik).

Das untersuchte Material war ein sehr umfangreiches. Die Konservierung war bei einer kleineren Anzahl, die zum Teil später zum Aufhellungspräparat benutzt wurde, Alkohol, der weitaus größte Teil aber wurde folgendermaßen konserviert.

Nachdem die Larven oder Kröten in Wasser mit Ätherzusatz getötet waren, legte ich sie 4 bis 24 Stunden zur Konservierung in Chromessigsäure, deren Zusammensetzung folgende war:

Chromsäure	4:100	25:100
Essigsäure	2:100	25:100
Aqua dest.		50:100

Angegebene Konservierungsflüssigkeit macht je nach Zusatz von mehr Chromsäure oder Essigsäure die Muskulatur spröde oder nachgiebig und ist deshalb für makroskopische oder Lupenpräparation sehr geeignet, dabei besitzt sie noch den Vorzug, selbst bei ganzer

Konservierung von Larven und kleinen Kröten bei mikroskopischer Untersuchung gute Bilder zu geben. Als Hilfsmittel bei der Untersuchung dienten die Lupe in verschiedenen Schärfen, das Binocular und das Mikroskop.

Das Material wurde teils mit der Pinzette präpariert teils mikrotomiert und zwar wurde auch eine Reihe von Serienschnitten hergestellt. Die Dicke der einzelnen Schnitte betrug 5 μ—50 μ, die ersten eigneten sich besonders für starke Vergrößerungen, während die letzteren zu Rekonstruktionen brauchbar sind. Die Färbung des mikroskopischen Materials war Schnittfärbung. Die Schnitte wurden in der Hauptsache nach den angegebenen beiden Methoden behandelt. Anfangs nahm ich, wie Gaupp angibt, Haematoxylin und Nachfärbung mit Orange; letzterer Farbstoff in saurer ($^1/_4$ % HCL) alkoholischer Lösung. Nach dieser Methode erscheint der Knorpel schön violett, während die anderen Gewebe eine gelbe Farbe annehmen.

Den größten Teil der Schnitte aber behandelte ich, nachdem ich sie aus Xylol bis in 63 % Alkohol gebracht hatte, mit Weigert'schem Haematoxylin. Es besteht aus zwei Lösungen A und B, die 20 Minuten vor Gebrauch zu gleichen Teilen zu mischen sind.

Lösung A.	Lösung B.
Haematoxylin 1 g	Eisenchlorid 4 Teile
Alkohol 93 % 100 g	Salzsäure 1 Teil
	Aqua dest. 100 Teile.

Die Wirkung dieser Färbung, welche die Kerne sehr gut hervortreten läßt, ist eine sehr rasche. Zur Nachfärbung verwandte ich nach Gieson (Pikrinsäure und Säurefuchsin). Von hier kamen die Schnitte in 63 % Alk. bis zu absolutem ansteigend, dann in Xylol, um in Canadabalsam eingeschlossen zu werden.

Verknöcherte Teile entkalkte ich vor dem Schneiden in einem Gemisch von Acid. nitr. 3—4 ccm; Alk abs. 70 ccm; Aqua dest. 30 ccm und Natr. muriat 0,25 ccm. Diese Flüssigkeit wurde öfters gewechelt.

Auf den so behandelten Schnitten zeigt sich der Knorpel lilablau, der Knochen hochrot. Die beim Vorgang der Verknöcherung in den Knorpel eingelagerten Kalksalze trüben diesen gelblichgrün. Die Osteoblastenzellen erscheinen grüngelb. Das Chromatin der Kerne färbt sich schwarz.

Die makroskopische Untersuchung des Zungenbeins der erwachsenen Kröte am ungefärbten Objekt, ist wegen des teilweise sehr dünnen und schwer von den umgrenzenden Geweben zu unterscheidenden Knorpels etwas schwierig. Ich wandte hier zur Färbung des Knorpels Methylenblau mit gutem Erfolg an.

Geschichtlicher Rückblick.

Schon im Anfange des 19. Jahrhunderts bildeten Untersuchungen über das Zungenbein der Amphibien den Gegenstand allgemeinen Interesses. Im Jahre 1818 schrieb Meckel seine Arbeit über das Zungen-

bein der Amphibien; er behandelte das ausgebildete Zungenbein von Rana, Bufo und Hyla.

Im Jahre 1824 ließ Cuvier eine Arbeit über die Entwicklung des Zungenbeins von Rana erscheinen. Bald darauf wurde sie zur Preisarbeit. 1831 kam die Arbeit von Martin Saint Ange heraus; 1835 die von Dugès. Von diesen drei Arbeiten, welche die Entwicklung des Zungenbeins behandeln, war die von Cuvier die glücklichste. Cuvier gibt, wenn auch in großen Zügen, eine richtige Darstellung von den Vorgängen der Metamorphose. Nach Cuviers Forschungen geht der ganze Kiemenapparat zu Grunde, alle Fortsätze des Zungenbeins bilden sich aus dem Hypobranchiale. Im Text spricht Cuvier aus, daß er nicht näher auf die Resorption und Neuanlage der Knorpelfortsätze eingehe. Die Arbeit von Dugès, neben der von Saint Ange, eine der Preisschriften der Akademie der Wissenschaften stellt die Metamorphose des Zungenbeines von Pelobates in großen Umrissen dar. Die Befunde Dugès weichen von den meinigen erheblich ab. Nach Dugès wird das proximale Ende des persistierenden ersten Branchiale zum späteren Processus postero-lateralis des Zungenbeines, welcher Meinung ich nach meinen Befunden nicht beitreten kann. Der Processus thyreoideus entsteht, sich deckend mit meinen Befunden, aus dem Hypobranchiale.

Die vier Branchialia gehen ebenso wie nach meinen Untersuchungen zu Grunde. Die vier Ceratobranchialia bildet er nicht ab. Die Loslösung der Cornua principalia vom Corpus der Hyalia hat auch er gefunden, gibt den Vorgang aber nicht genauer an.

Die Untersuchungen von Martin Saint Ange gründen sich auf Rana; gegenüber Dugès zeigt er Abweichungen. Saint-Ange läßt den Processus thyreoideus aus dem auswachsenden innersten der vier Ceratobranchialia entstehen. Er schreibt: „De ces quatre prolongements cartilagineux un seul de chaque coté (P' P') est distené à rester. Les autres doivent disparaître". Der Processus postero-lateralis entsteht nach Saint-Ange aus dem ersten Branchiale, was, wie schon bei Dugès gesagt, nach meinen Untersuchungen nicht zutrifft. Die Cornua principalia entstehen nach Saint-Ange aus den seitlichen Fortsätzen, den Processus laterales des Ceratohyoids, eine Meinung, in der alle Forscher übereinstimmen.

Die nun folgenden Autoren haben sich auch mit dem Zungenbein der Amphibien beschäftigt. Rathke 1838, Reichert 1838, Stannius 1856, Parker 1871, 1881, Stöhr 1882, Walter 1887, Cope 1889, F. E. Schulze 1888, 1892, Gaupp 1894, Ridewood 1897. Ich will hier nur kurz die Resultate von Parker, Gaupp und Ridewood, welche drei das Zungenbein der Anuren entwicklungsgeschichtlich verfolgt haben, anführen. Parker spricht in seinen reichhaltigen Untersuchungen über Anuren die Meinung aus, daß das dritte und vierte Branchiale, er nennt sie Ceratobranchialia, den Processus postero-lateralis und den Processus thyreoideus später darstellen; Befunde, denen ich mich nach meinen Untersuchungen nicht anschließen kann.

Gaupp gibt eine genaue Schilderung der Metamorphose des Kiemenskeletts von Rana fusca. Die Vorgänge der Metamorphose, wie Gaupp sie darstellt, decken sich mit meinen Befunden über die Umwandlung des Kiemenskeletts von Pelobates fuscus und den später angeführten von Rana esculenta.

Ridewoods Arbeiten erstrecken sich auf die Entwicklung des Zungenbeins von Pelodytes punctatus und Alytes obstetricans. Bei Pelodytes erzeugt der persistierende proximale Abschnitt, das Branchiale I, Ridewood nennt es Ceratobranchiale, den Processus posterolateralis.

Bei Alytes ist der Processus postero-lateralis eine Neubildung; hier findet Ridewood eine erste Copula; bei Pelodytes und Pelobates findet er keine Spur davon. — Ich will gleich anschließen, daß ich eine erste Copula, oder wie ich sage, ein erstes Basihyoid bei Pelobates gefunden habe.

Die Arbeiten F. E. Schulze's „Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven", erschienen in den Abhandlungen der Königlichen Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin: Die erste Mitteilung 1888 über das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle. Die zweite Mitteilung vom Jahre 1892 behandelt das Skelet, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus.

In seiner zweiten Mitteilung schildert F. E. Schulze auf das Genaueste den Kiemenapparat der erwachsenen Larve von Pelobates fuscus.

Hier setzen meine Untersuchungen ein und, indem ich nun die Metamorphose weiter verfolge, will ich meine Beobachtungen in fünf Abschnitten schildern.

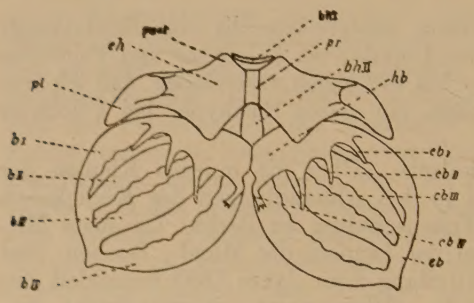
Stadien.

Jedem dieser Abschnitte lege ich ein sogenanntes Stadium zu Grunde; es sind dies von mir gewählte Entwicklungszustände, die besonders geeignet erscheinen, die vor sich gegangenen Umwandlungen möglichst klar erkennen zu lassen. Um nun die Stadien am unverletzten Tier schon zu erkennen, bezeichne ich jedes einzelne näher nach dem Stande der äußeren Entwicklung. Hierbei will ich bemerken, daß Tiere von gleichem äußeren Habitus in der Entwicklung des Kiemenskelettes etwas verschieden sein können, auch bietet das Ende der äußeren Metamorphose der Entwicklung des Zungenbeins durchaus nicht Halt, das Zungenbein entwickelt sich im äußerlich vollkommen metamorphosierten Tier noch weiter und bei großen erwachsenen Kröten fand ich, daß es selbst hier seine endgiltige Form noch nicht erreicht hatte.

Terminologie.

Bevor ich nun zur Schilderung der einzelnen Entwicklungsstadien übergehe, halte ich es der leichteren Orientierung wegen für

nötig die Terminologie, wie sie von den neuen Autoren gebraucht wurde in einer Zusammenstellung anzuführen. Bei meiner Arbeit von der Beschreibung der erwachsenen Larve von F. E. Schulze ausgehend, behalte ich diese Terminologie bei, so wie sie in der 1892 erschienenen Mitteilung angewandt ist; desgleichen behalte ich die von F. E. Schulze gebrauchten terminologischen Abkürzungen auch für meine Zeichnungen bei und setze sie in Folgendem in Klammern der ausgeschriebenen Bezeichnung der einzelnen Knorpelteile hinzu. Der Orientierung des Tieres lege ich die Lage und Richtungsbezeichnungen von F. E. Schulze, Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXIII, No. 17/18, 1908 zu Grunde.



Textfigur 1. Hyobranchiale von Pelobates fuscus, dorsal, Vergr. 4 : 1.

Die Gestalt der Larve führe ich auf die Spindel zurück und behalte die natürliche Lage des Tieres bei.

Das Kiemen - Zungenbeinskelett der Anuren stellt ein knorpliges Continuum dar, welches aus folgenden Teilen besteht:

den beiderseitigen Ceratohyoidea (ch)

Branche oder corne styloidienne Dugès, ceratohyale Parker, ceratohyoid F. E. Schulze, hyoid Gaupp, Parker, Zungenbeinhörner Goette.

An den beiderseitigen Ceratohyoidea unterscheidet man folgende Regionen:

Lingual gelegen die Processus anteriores (p ant) (Pr. ant. hy. Gaupp).

Caudal die Processus posteriores (p p) (Pr. post. hy. Gaupp).

Lateral die Processus laterales (p l) F. E. Schulze (Pr. lat. hy. Gaupp), deren jeder in seinem medialen Teil einen sattelförmigen Gelenkhöcker zur Artikulation mit dem Corpus suspensorii hat.

Den beiderseitigen Hypobranchialia (h b)

Pièce thyroidienne de l'hyoide Dugès, Basi-hyal. Dugès, Basi-branchiale Parker, Zungenbeinkörper Goette, Hypobranchiale Parker F.E. Schulze, Planula branchialis Gaupp.

Den beiderseitigen Epibranchialia (e b)

Epibranchiale F. E. Schulze, Comnissurae terminales (I, II, III) Gaupp.

Dem Basihyoid II (b h II)

Basihyale Dugès, Basibranchiale Parker, Zungenbeinkörper Goette, Basihyoid F. E. Schulze, Copula Gaupp.

Dem Basihyoid I (b h I)

I. Copula Gaupp.

Der Pars reuniens (p r)

Querfaserige Bandmasse F. E. Schulze, Pars reuniens Gaupp.

Den vier beiderseitigen Branchialia (b I, II, III, IV)

Branchialia F. E. Schulz, Gaupp, Parker. Das Branchiale II und III werden durch den Processus branchialis F. E. Sch. verbunden (p b).

Den vier beiderseitigen Ceratobranchialia (cb I, II, III, IV)

Ceratobranchialia Parker, F. E. Schulze, Spicula Gaupp.

Auszug aus F. E. Schulze: Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven 1892.

Als Ausgangspunkt meiner Untersuchungen wählte ich Larven, deren Entwicklung etwas weiter vorgeschritten war, als die der von F. E. Schulze seinen Forschungen zu Grunde gelegten erwachsenen Pelobateslarven.

Bevor ich aber zu meinen Untersuchungen übergehen kann, muß ich in einem Auszug aus F. E. Schulze 1892 die Verhältnisse des Kiemenapparates der erwachsenen Pelobateslarven wiedergeben. F. E. Schulze schreibt: „Jedes Ceratohyoid verbreitert sich medial zu einer beilförmigen Platte mit ebener dorsaler und ventraler Fläche, zieht sich dagegen lateralwärts zu einer nach abwärts und etwas nach hinten herabragenden keilförmigen Platte mit vorderer und hinterer Fläche aus, während der Mittelteil einen dreieckigen Querschnitt mit ziemlich gleichen Seiten und abgerundeten Ecken zeigt. F. E. Schulze 1892, Taf. I Fig. 3, 4 und 5 sowie Holzschnitt S. 5.

An der etwas verbreiterten Dorsalseite des lateralen Teiles befindet sich auf einem niedrigen Vorsprunge eine ovale sattelförmige Gelenkfläche mit vorderer medialer und hinterer lateraler Randerhebung zur Verbindung mit der entsprechend geformten unteren Gelenkfläche des Corpus suspensorii.

Die laterale Ecke des Ceratohyoids ist in einen lateral unten und etwas nach hinten vorspringenden Fortsatz, den Processus lateralis, ausgezogen, welcher kräftigen Muskeln zum Ansatz dient.

Die vordere Hälfte des konvexen medialen Randes ist durch eine querfaserige Bandmasse (Parkers basi-hyal) mit dem entsprechenden Randteile des anderseitigen Ceratohyoid verbunden, während die hintere Hälfte an den vorderen Seitenrand des Basihyoid stößt und sich mit demselben durch Fasermasse verbindet.“ F. E. Schulze 1892 Tafel I Fig. 3 und 5.

Die von F. E. Schulze hier beschriebene querfaserige Bandmasse habe ich in meiner Arbeit in der Folge als Pars reuniens, wie Gaupp sie in seinen Untersuchungen nennt, bezeichnet.

Vom Basihyoid schreibt F. E. Schulze: „Dieses Basihyoid selbst stellt eine schmale länglich ovale, horizontal gelegene Platte dar, von deren Unterseite sich eine verhältnismäßig breite mediane Firste erhebt, welche, nach hinten zu allmählich an Höhe zunehmend, nahe dem Hinterende des ganzen Knorpels steil abfällt, und so einen nach abwärts und hinten gerichteten (zur Muskelinseration dienenden) Vorsprung bildet, welchen ich Crista hyoidea nennen will."

Eigene Untersuchungen.

Larvales Stadium.

I. Stadium. Fig. 1.

Larve von 80 mm Länge, Vorderbeine deutlich unter der Haut sichtbar. Hinterbeine wohl entwickelt. Hinterbeine mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 25 mm lang. Schwanz bis zum After 50 mm lang. Die Kiefer sind mit Hornscheiden bedeckt.

Basihyoid I (b h I) Textfig. 1.

Verglichen mit dem von F. E. Schulze beschriebenen Kiemen und Zungenbeinskelett, findet sich in dem, die Processus anteriores (pant) verbindenden Gewebe eine sichelförmige Knorpelstange von kreisförmigem Querschnitt und nasaler Konkavität, welche mit den Ceratohyoidea in einer Ebene liegt. Während sich auch bei Rana fusca in Gaupps erstem Stadium diese Kmorpelspange, die Gaupp gemäß der Copula, als erste Copula bezeichnet nicht findet, tritt sie in seinem zweiten Stadium deutlich auf. Ridewood fand diese erste Copula, die ich entsprechend dem Basihyoid, als erstes Basihyoid (b h I) bezeichne, bei Alytes desgleichen schon Gaupp, hingegen tritt sie nach Ridewood nicht bei Pelodytes auf. Bei Pelobates fand Ridewood das Basihyoid I nicht, jedenfalls dienten ihm junge Exemplare zu seinen Untersuchungen. Auf mikroskopische Längsschnitte von Pelobates ist das Basihyoid I unzweifelhaft als Knorpel zu erkennen.

Der Querschnitt des Basihyoids I (b h I) ist von Kreisgestalt, caudal liegt die Pars reuniens (p r) die querfaserige Bandmasse, als solche deutlich zu erkennen; sie grenzt caudal an das Basihyoid II (b h II), das aus gleichen Knorpelzellen wie das Basihyoid 1 besteht.

Stadium der Metamorphose.

II. Stadium.

Länge 75 mm. Vier Beine. Vorderbeine mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 12 mm lang. Hinterbeine mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 27 mm lang. Schwanz bis zum After 45 mm lang. Die Hornscheiden, die die Kiefer bedeckten sind nicht mehr vorhanden.

In dieser Zeit verliert die Larve, die sie als solche charakterisierenden Eigentümlichkeiten. Die Hornschnäbel, welche die Kiefer bedeckten, haben sich losgelöst. Der Schwanz beginnt resorbiert zu werden und am Kiemen-Zungenbeinapparat gehen die von mir zu schildernden Umwandlungen vor sich.

Ceratohyoidea.

Die Ceratohyoidea gleichen noch in allen Teilen denen im vorhergehenden Stadium. Der Gelenkhöcker der dorsalen Fläche artikuliert noch an dem Corpus suspensorii.

Basihyoid I.

Das Basihyoid ist noch vorhanden.

Basihyoid II.

Das Basihyoid II zeigt noch die von F. E. Schulze beschriebenen Eigentümlichkeiten, auch die Crista hyoidea ist noch unberührt.

Hypobranchiale.

Dagegen haben sich an dem Hypobranchiale bedeutsame Veränderungen vollzogen. Die von F. E. Schulze geschilderte horizontale Leiste, von deren zugeschärften freien Hinterrande die fingerförmigen Fortsätze frei nach hinten ragen, ist samt ihren Fortsätzen, den 4 Ceratobranchialia, resorbiert worden. Die hinteren medialen Ränder der beiden Hypobranchialia haben sich bedeutend verdickt und sind caudad in die Länge gewachsen, deutlich die Anfänge des Processus thyreoideus erkennen lassend. Die gelenkige Verbindung der Hypobranchialia mit den Ceratohyoid ist noch vorhanden.

Branchialia und Epibranchiale.

Die vier Branchialia b I, II, III, IV sind bedeutend verkürzt, auch haben das zweite, dritte und vierte ihre Verbindung mit dem Hypobranchiale gelöst. Das Epibranchiale ist soweit es die genannten Bögen verbindet, resorbiert. Bewahrt allein hat Branchiale I seine Verbindung mit Branchiale II, indem sich hier das Epibranchiale noch erhalten hat. Gleichfalls verbindet sich Branchiale I noch fest mit dem Hypobranchiale, wenn sich auch schon die Stelle der späteren Loslösung zu erkennen gibt. Der, Branchiale II und Branchiale III verbindende Processus branchialis ist noch erhalten.

Metamorphosestadium.

III. Stadium.

Vorderbeine mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 16 mm lang. Hinterbeine mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 31 mm lang. Schwanz bis zum After 19 mm lang. Auf diesem Stadium zeigen alle Teile Umwandlungen.

Ceratohyoidea.

Die Ceratohyoidea haben ihre Lage und Gestalt verändert. Die medialen beilförmigen Platten haben sich verkleinert, ihr lateraler Teil ist senkrecht in die Höhe gebogen. Auch die ventralen keilförmigen Platten haben sich verändert; ihrer nasal und caudaler

Teil ist resorbiert worden, der mediale nur ist erhalten; er gleicht einer hochgestellten Platte, deren größte Höhe, die sich an dem Gelenkhöcker befindet, mehr als ihre doppelte Breite beträgt.

Der früher der Verbindung mit dem Corpus suspensorii dienende Condylus ist noch als Emporwölbung zu erkennen, er geht aber nicht, wie auf dem ersten Stadium rechtwinklig in die Pars lateralis des Ceratohyoids schroff abfallend über, vielmehr hat sich aus seinem caudalen Rande heraus ein neuer ansteigender Knorpelauswuchs der Processus ascendens entwickelt, der zur Capsula auditiva aufsteigend, sich an derselben befestigt. Der caudale basale Rand des Processus ascendens geht caudad in die Pars lateralis des Ceratohyoids über, die wie schon angegeben, stark resorbiert ist. Der Processus anterior ist nasad in die Länge gewachsen und hat sich mehr parallel zur Längsachse des Körpers eingestellt.

Basihyoid I und Pars reuniens.

Das erste Basihyoid und die Pars reuniens sind vollkommen verschwunden.

Basihyoid II.

Das Basihyoid II hat an Stärke zugenommen. Die Crista hyoidea tritt deutlicher, als auf allen vorhergehenden Stadien hervor. An ihrem caudalen Ende fällt sie, wie auf dem vorhergehenden Stadium schroff ab. Die dorsale Seite des Basihyoids II zeigt noch die Fasernaht, mit der es an das Hypobranchiale grenzt.

Hypobranchiale.

Am Hypobranchiale läßt sich die gelenkige Verbindung mit dem Ceratohyoid makroskopisch nicht mehr erkennen.

Branchialia.

Alle vier Branchialia haben auf diesem Stadium ihre Verbindung mit dem Hypobranchiale aufgegeben. Die Hypobranchialplatte ist dort, wo sie in das früher in direkter Verbindung mit ihr stehende, jetzt völlig von ihr gelöste Branchiale I überging in einen Vorsprung ausgezogen, dessen beide Begrenzungen die Schenkel eines annähernd rechten Winkels darstellen würden. Der dem Processus thyreoideus anliegende Teil der Hypobranchialplatte ist mediad stark eingezogen und leitet in die stark ausgewachsenen und mit einander divergierenden Processus thyreoidi über.

In diesem Stadium haben sich also drei Fortschritte geltend gemacht. Die Loslösung und die damit einhergehende Auflösung der vier Branchialia und die Resorption des proximalen Teiles des ersten Branchiale und des mit ihm früher zusammenhängenden Teiles des Hypobranchiale. Im Zusammenhang komme ich auf alle diese Vorgänge noch zurück.

Äußerlich vollendete Metamorphose.
Terminologie.

Der Beschreibung der zwei letzten Stadien, die das Zungenbein behandeln, schicke ich, wie es bei dem larvalen Stadien geschehen ist, die Terminologie voraus und zwar halte ich mich hier an die von Gaupp in seinen Arbeiten angewandten Bezeichnungen.

Das ausgebildete Zungenbein von Pelobates fuscus zerfällt in drei Teile. Eine unpaare mediale Platte, das Corpus cartilaginis hyoideae, welches vom Basihyoid II und dem Hypobranchiale gebildet wird. Es finden sich lateral vom Corpus die beiderseitigen losgelösten Cornua principalia, die dünnere Knorpelplatten darstellen und sich mit der Ohrkapsel verbinden. Das Corpus des Zungenbeines läuft in vier Knorpelfortsätze aus. Den Processus anterior), den Processus alaris, den Processus posterolateralis, den Processus thyreoideus sive postero medionalis, dazu kommt noch der Processus confluens, welcher aus der Platte der Processus anteriores, lateral begrenzt von der Ablösungsstelle der Cornua principalia, medial vom Manubrium hervorwächst, um mit dem Processus alaris zur Bildung des Foramen nervi hypoglossi zu verschmelzen.

IV. Stadium.

Vorderbein mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 19 mm lang. Hinterbein mit längster Zehe in gestrecktem Zustand 35 mm lang. Schwanz vollkommen resorbiert.

Auf diesem Stande der Entwicklung zeigt das Zungenbein schon die Charaktere desjenigen einer erwachsenen Kröte, wenngleich auch manche Eigentümlichkeiten sich erst in den Anfängen zeigen.

An allen Teilen sind Veränderungen vor sich gegangen. Der ganze Zungenbeinapparat, ausgenommen die Cornua principalia, zeigt ebene flache Form.

Ceratohyoidea.

Die Ceratohyoidea haben sich in ihrem nasalen Teil, den Processus anteriores zu flachen breiten, vorn gerundeten Platten mit ebener dorsaler und ventraler Fläche vergrößert; der Processus lateralis ist in bogige dorsal sich krümmende zur Ohrkapsel aufsteigende drehrunde Knorpelspangen übergegangen, die als Cornua principalia bezeichnet werden. Der zur Artikulation mit dem Corpus suspensorii dienende Gelenkhöcker des Ceratohyoids ist verschwunden.

Es hat sich bei der Umwandlung der Pars lateralis in das drehrunde Cornu principale an der Berührungsstelle mit dem Unterkiefer eine sattelförmige Knorpelerhöhung erhalten.

Die Cornua principalia sind mit dem Zungenbeinkörper noch verbunden. Der Sinus hypoglossus hat sich bedeutend vertieft und wird nasal etwas von den Processus anteriores eingeengt.

Processus alaris.

Außerdem entstehen in dieser Zeit etwas hinter den Manubria und vor dem Beginn des Hypobranchiale, an den äußeren Rändern der Ceratohyoidea kleine Knorpelvorsprünge, die zu den Processus alares auswachsen.

Processus confluens (mihi).

Aus dem caudalen Teil der Processus anteriores sproßt, lateral von der Ablösungsstelle des Cornu principale, medial vom Manubrium, ein neuer Fortsatz, den ich Processus confluens genannt habe, hervor. Er vereint sich später mit dem Processus alaris zur Bildung des Foramen nervi hypoglossi.

Basihyoid II.

Die Crista hyoidea des Basihyoids II ist bis auf eine schwach buckelige Erhebung verschwunden. Auf der dorsalen Seite deutet sich die Naht, mit der sich das Basihyoid gegen das Hypobranchiale stemmt, hell an.

Hypobranchiale.

Am caudalen Teil des Hypobranchiale sind die Processus thyreoidei stark in die Länge gewachsen und divergieren mit einander. Jeder Processus zeigt sich mit seiner distalen lateralen Kante dorsad gebogen. An ihren distalen Enden verbreitern sich die Processus thyreoidei.

Processus postero-lateralis.

An der Stelle, die sich früher mit dem proximalen Ende des Branchiale I verband, und die durch Resorption zu einem rechten Winkel, dessen einer Schenkel der longitudinalen Körperachse parallel lief, umgebildet war, wächst jetzt laterad ein neuer Fortsatz hervor, der Processus postero-lateralis. Der Processus postero-lateralis ist demnach eine sekundäre Bildung der Hypobranchialplatte, nicht aber ein stehen gebliebenes Stück derselben.

Ausgewachsene Kröte.

V. Stadium.

Vorderbeine in gestrecktem Zustand mit längster Zehe bis zur Mitte des Brustbeines gemessen 35 mm lang. Hinterbein bis zur Mitte des Beckens gemessen 67 mm lang. Länge von Kopf bis After 52 mm.

Als letztes Stadium wähle ich die völlig ausgewachsene Kröte. Im ausgebildeten Zustand stellt das Zungenbein von Pelobates nicht ein zusammenhängendes Ganzes mehr dar, sondern es besteht aus drei Teilen, dem Zungenbein und den von ihm losgelösten beiderseitigen Cornua principalia, die durch Umbildung aus den einstigen Partes laterales der Ceratohyoidea entstanden sind. Am Corpus des Hyoids finden sich jederseits fünf Fortsätze.

Processus anterior.

Ganz nasal gelegen sind die Processus anteriores der Ceratohyoidea; es sind jetzt breite dünne am lateralen Rande abgerundete Knorpelplatten, deren medialer schwach konkaver Rand den Zugang zum Sinus hypoglossus nasal etwas einengt.

Processus confluens und Processus alaris.

Die genannten Processus haben sich zu einem henkelförmigen Fortsatz zusammengeschlossen, der durch das so gebildete mediale Foramen den Nervus hypoglossus hindurchtreten läßt.

Processus postero-lateralis.

Der vierte Fortsatz ist der durch Auswachsen sich verlängernde Processus postero-lateralis. Er ist aus dem Hypobranchiale herausgewachsen, also eine sekundäre Bildung. Die beiderseitigen Processus laterales stellen zwei divergierende caudad gerichtete Knorpelspitzen dar.

Processus thyreoideus.

Das fünfte Paar Fortsätze endlich wird durch die Processus thyreoidei gebildet.

Diese beiderseitigen Fortsätze sind bis auf ihre distalsten Teile, die knorpelig bleiben, verknöchert. Diese distalsten Teile haben eine Breite von 2 mm.

Basihyoid II.

Das Basihyoid, welches mit dem Hypobranchiale das Corpus bildet, zeigt nichts mehr von einer Crista hyoidea. Auf der dorsalen Seite verschärft sich die stärkere Knorpelplatte nasad, wo sie den Sinus hypoglossus begrenzt. Der Grenzteil ist bindegewebig.

Manubria.

Die Manubria sind von stärkerer Beschaffenheit.

Hypobranchiale.

Der vom Hypobranchiale stammende Teil des Corpus zeigt stärkeren Knorpel.

Cornua principalia.

Die beiderseitigen Cornua principalia, welche in allen vorhergehenden Stadien mit dem Hypoid fest verbunden waren, haben sich jetzt von demselben losgelöst. Es sind dünne hakig gebogene, laterad mit ihrem caudalen Ende divergierende Knorpelplatten, die nahe der Knorpelbrücke des Processus confluens und des Processus alaris an ihrer einstigen Lösungsstelle beginnend, sich caudad verschmälernd nach ihrer Befestigungsstelle an der Ohrkapsel ziehen.

Zusammenfassende Darstellung der Metamorphose des Hyobranchialskeletts.

Diese Darstellung ist nicht nur eine Kombination der vorher beschriebenen fünf Stadien, vielmehr stützt sie sich auf eine große Serie untersuchter Pelobates, die in fortschreitender Reihe die Entwicklungsvorgänge erkennen lässt.

Die auftretenden Veränderungen sind Zerstörung, Umbildung und Neubildung. Der Vorgang setzt am caudalen lateralen Rande des Hypobranchiale ein, dasselbe mehr und mehr auflösend, so daß ein Knorpelfortsatz bestehen bleibt: der Processus thyreoideus, derselbe nimmt schnell an Dicke zu und wächst bedeutend in die Länge. Während dies geschieht, erleiden auch die Branchialia Veränderungen. Die Commissurae terminales, das Epibranchiale meiner Terminologie, welches die vier Branchialia unter sich verbindet, wird aufgelöst, und gleichzeitig geben das vierte, dritte und das zweite Branchiale ihre Verbindung mit der Branchialplatte auf, während noch das erste Branchiale fest mit derselben verbunden bleibt. In dieser Zeit schwinden auch die vier Ceratobranchialia und das durch sie gestützte Velum. Während die nun losgelösten drei Branchialia der Resorption anheimfallen, beginnt das Branchiale I, welches noch erhalten ist, an seinem distalen Teil sich zu verkürzen und schwindet mehr und mehr, bis auch sein proximaler Teil resorbiert ist. Indessen sind die lateralen Teile der Hypobranchialplatte, an der die Zerstörungsprozesse eingesetzt haben, völlig aufgelöst, und die Processus thyreoidei treten uns als Fortsätze entgegen, die weiter wachsend, ungefähr in einem rechten Winkel mit einander divergieren.

Indem diese Vorgänge sich abspielten, ist aber auch der nasale Teil des Hypobranchialskeletts nicht unverändert geblieben.

Das erste Basihyoid ist vollständig geschwunden. Die Processus laterales der Ceratohyoidea wachsen in die Länge, indem sie gleichzeitig an Mächtigkeit abnehmen. Mit der Stellungsänderung des Quadratums, dem Strecken der Mandibularia suchen auch die Processus laterales eine andere Verbindung mit dem Schädel. Der gelenkige Zusammenhang mit dem Corpus suspensorii wird aufgegeben und eine neue Befestigung an der Capsula auditiva eingegangen.

Im Verlauf ihres Längenwachstums wandeln sich die Processus laterales erst in drehrunde Knorpelspangen und dann in dünne Knorpellamellen um. Bei diesem Vorgang schwindet die funktionslos gewordene gelenkige Verbindung mit dem Corpus suspensorii. Schritthaltend mit dem Einschmelzen und Auswachsen der Processus laterales der Ceratohyoidea wachsen die Processus anteriores ganz bedeutend aus. Auch hier ist ihr Flächenwachstum an die Abnahme ihrer Dicke gebunden, sie stellen am Schluß der Metamorphose dünne breite Platten dar.

Wie schon angegeben, war das Basihyoid I resorbiert worden, demselben Schicksal verfällt die Pars reuniens, die querfaserige Bandmasse; auch die Crista hyoidea des Basihyoids II verschwindet. Durch

diese Resorption hat sich ein großer Sinus gebildet, der Sinus hypoglossus, dessen Eingang durch die Platten der Processus anteriores bezeichnet wird.

Alle diese geschilderten Veränderungen gehen bei äußerlicher Metamorphose des Tieres vor sich.

Ich will nun die Umwandlungen schildern, die sich in dem äußerlich zur Kröte umgebildeten Tier vollziehen.

Am Hypobranchiale, etwas caudad von der Ansatzstelle des I. Branchiale beginnt der Knorpel auszuwachsen und verlängert sich zu dem Processus postero-lateralis. In dem Winkel, den der laterale Teil des Ceratohyoids mit dem Manubrium bildet, sprosst jetzt ein neuer Fortsatz hervor: der Processus confluens; er wächst caudad einem nasad ihm entgegenkommenden und nasal vom Processus lateralis hervorsprossenden Fortsatz, dem Processus alaris entgegen, um sich mit diesem, zur Bildung des Foramen nervi hypoglossi zu vereinigen. Ist dies geschehen, so löst sich noch das distale Ende des lateralen Teiles des Ceratohyoids, das Cornu principale, von seinem proximalen Teile los, nachdem es seinen drehrunden Querschnitt verloren hat und zur Lamelle geworden ist, die zur Capsula auditiva zieht.

Das Loslösen des distalen Teiles des Cornu principale und das Zusammenschließen des Processus confluens mit dem Processus alaris zum Foramen des Nervus hypoglossus.

Am Schluß der Veränderungen des Hyobranchialskelettes wurden die beiden oben genannten Vorgänge angeführt, auf die ich nun genauer eingehen will. Beide Umwandlungen treten am Zungenbein der äußerlich ausgebildeten Pelobates auf und spielen sich eine Zeitlang gemeinschaftlich ab. Das Loslösen des Cornu principale nimmt längere Zeit in Anspruch, der Vorgang hebt früher an und ist später beendet; ich fand ihn bei großen Pelobatiden noch nicht abgeschlossen.

Da diese Erscheinungen nicht näher verfolgt wurden, so will ich genauer darauf eingehen. Ridewood gibt als Verwachsungsmodus des Foramens des Nervus hypoglossus bei Pelodytes das Loslösen des Cornu principale vom Corpus des Hyoids und das Verwachsen des nun freien proximalen mit dem Hyoid verbundenen Teiles des Cornu principale, mit dem Processus alaris an. Ridewood will diese Art der Verwachsung auch auf Pelobates beziehen.

Nach meinen Untersuchungen sind die Vorgänge bei Pelobates wesentlich andere. Es verschmilzt hier der Processus alaris mit einem ihm caudad entgegenwachsenden neuen Processus des Ceratohyoids, der schon lange vor der Loslösung des Cornu principale aus dem Winkel, der lateral vom Cornu principale und medial vom Manubrium begrenzt wird, hervorwächst. Diesen Processus habe ich, wegen seines baldigen Zusammenfließens mit dem Processus alaris den Processus confluens genannt. Die Bildung des Processus confluens findet sich bei eben umgewandelten Kröten, und der Zusammenschluß mit dem Processus

alaris geht bald vor sich. Der genauere Vorgang ist folgender: Es wächst bei der jungen Pelobateskröte, deren Cornu principale mit dem Corpus des Hyoids verbunden und noch drehrund ist aus dem Winkel, der lateral vom Cornu principale medial vom Manubrium begrenzt wird, ein plattenartiger Fortsatz heraus, es ist der Processus confluens. Der Processus confluens wächst caudad dem nasad vordringenden Processus alaris entgegen. Beide Processus treffen auf einander zu einer Zeit, in der das Cornu principale noch mit dem Corpus des Hyoids fest verbunden ist, das Cornu principale aber selbst schon plattenartig geworden ist. Beim Aneinanderstoßen beider Processus biegt der Processus confluens laterad der Processus alaris mediad um und begrenzen nun lateral das Foramen des Nervus hypoglossus. Zuletzt sind beide Processus innig verschmolzen und das plattenartige Cornu principale vom Corpus des Hyoids gelöst. Es stellt dieser Zustand das Pelobatidenzungenbein in seiner höchsten Vollendung dar.

II. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zungenbein von Rana esculenta L.

Die Zungenbeinentwicklung von Rana esculenta in die Arbeit hineinzuziehen, geschah in der Absicht, einen Vergleich der Umwandlungsvorgänge bei Pelobates fuscus mit einem Vertreter der Raniden ziehen zu können; ebenso glaube ich, daß die auch an einem anderen Batrachier vorgenommenen Untersuchungen für meine Studien der Pelobateslarve nur günstig sein könnten.

Zur Untersuchung stand mir aus den Mitteln des Zoologischen Instituts beschafftes Material zur Verfügung. Die lebenden Larven, welche aus der Umgebung Berlins stammen, zeichneten sich durch besondere Größe aus; mehrere maßen völlig erwachsen 100 mm in der Länge; es ist dies das größte Maß für Larven von Rana esculenta. Alle Larven entwickelten sich normal, bei derselben Pflege, die ich auch meinen Pelobatiden angedeihen ließ.

Die Behandlung des Materials von Rana war dieselbe, wie ich sie für Pelobates anführte.

Eigene Untersuchungen.

Den Untersuchungen will ich das Resultat vorausschicken. Wie ich schon im geschichtlichen Rückblick angegeben habe, deckte sich die Umwandlung des Kiemenapparates von Rana esculenta im wesentlichen mit der von Pelobates fuscus und den Befunden Gaupps bei Rana fusca.

Die fortlaufende Entwicklung des Zungenbeinapparates gebe ich gleichfalls in fünf Stadien wieder.

I. Stadium.

Larve von 100 mm Länge Vorderbeine deutlich unter der Haut sichtbar, Hinterbeine wohl entwickelt, Hinterbein mit längster Zehe

in gestrecktem Zustand. 40 mm lang. Schwanz bis zum After 62 mm lang. Die Kiefer sind mit Hornscheiden bedeckt.

Der Kiemenzungenbeinapparat setzt sich aus denselben Teilen wie bei Pelobates zusammen; der nasale Rand der Ceratohyoidea ist tiefer ausgebuchtet. Es findet sich auch ein Basihyoid I. Am Branchiale I ist zu bemerken, daß sich hier ein, auch von Gaupp bei Rana fusca gefundener Henkel am lateral caudalen Teil vorfindet, welchen ich Processus ansiformis (nach ansa der Henkel) genannt habe.

Bei dorsaler Betrachtung fällt besonders das vierte Ceratobranchiale unterschiedlich von Pelobates auf. Es läuft in eine einfache Spitze aus, wohingegen sich bei Pelobates im medialen Teile eine knieförmige Biegung und im distalsten Teil drei kleine Zacken finden.

II. Stadium.

Larve von 70 mm Gesamtlänge, Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein 20 mm lang, Hinterbeine mit längster Zehe bis Mitte des Beckens 75 mm lang. Schwanz bis zum After 35 mm lang. Hornkiefer fehlen.

Es findet sich knorpeliges Verwachsen der Ceratohyoidea und des Hypobranchiale mit dem Basihyoid II. Das Basihyoid I ist noch vorhanden. Der Sinus zwischen den Processus anteriores, der Sinus hypoglossus ist erweitert; die Branchialia sind geschrumpft, zeigen aber noch alle Eigentümlichkeiten des I. Stadiums. Die Ceratobranchialia, die Stützen des Velums, sind samt diesem verschwunden, dagegen zeigt das Hypobranchiale die Anfänge zum Processus thyreoideus.

III. Stadium.

Länge 35 mm, Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein 17 mm lang. Hinterbeine mit längster Zehe bis zur Mitte des Beckens 44 mm lang. Schwanz stummelförmig 6 mm lang.

Die Ceratohyoidea, das Basihyoid und das Hypobranchiale sind verschmolzen. Basihyoid I und Pars reuniens sind verschwunden. Branchiale II, III und IV sind nur noch in Resten erhalten. Das Epibranchiale ist resorbiert.

Branchiale I ist noch erhalten und sein proximaler Teil steht mit dem Hypobranchiale in Verbindung, obwohl er die Stelle seiner Lostrennung schon erkennen läßt.

Der Processus thyreoideus ist stark in die Länge gewachsen. Das Hypobranchiale ist in seinem lateralen und lateral-caudalen Teil stark eingeschmolzen. Die Processeus anteriores des Ceratohyoids verbreitern sich und die Partes laterales des Ceratohyoids verlängern sich und runden sich zu Spangen ab.

IV. Stadium.

Länge 32 mm. Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein 17 mm, Hinterbein mit längster Zehe bis Mitte Becken 45 mm, Schwanz 4 mm lang.

Die laterale Grenze des Corpus hyoidei zieht ohne Vorwölbung caudad, um im rechten Winkel (α) mediad abzubiegen bis zu der Stelle, wo der Processus thyreoideus heraustritt. Die Cornua principalia haben sich gestreckt und in ihrem Querschnitt gerundet. Am Processus anterior zeigen sich Ansätze zu Knorpelauswüchsen.

V. Stadium.

Frosch Länge 27 mm, Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein 17 mm, Hinterbeine mit längster Zehe bis Mitte Becken 36 mm, Schwanz nicht vorhanden.

Das Hyoid ist eine dünnere Knorpelplatte mit jederseits fünf Fortsätzen. Nasal der Processus anterior, welcher laterad hakig gebogen ist; mit ihm in das Manubrium überleitend, das Cornu principale Fig. 25 (c p) mit dem Corpus fest verbunden. Als Auswüchse des Hypobranchiale folgen der Processus alaris, und dort wo das Hypobranchiale mediad umbiegt, ist aus ihm der Processus postero-lateralis herausgewachsen. Caudad läuft das Hypobranchiale in die Processus thyreoidei aus.

Zusammenfassender Vergleich der Zungenbeinentwicklung bei Pelobates fuscus und Rana esculenta.

Der Kiemenzungenbeinapparat bei Pelobates fuscus und Rana esculenta, zeigt im Laufe seiner ganzen Metamorphose stets für beide Familien die gleichen Knorpelteile, deren Gestalt nur bei den beiden Repräsentanten eine etwas verschiedene ist, so tritt der Processus ansiformis nur bei Rana auf. Pelobates fuscus neigt zu Pelodytes, hingegen schließt sich Rana esculenta eng an Rana fusca an.

Metamorphose.

Die beiderseitigen Ceratohyoidea.

Das Ceratohyoid von Rana esculenta weicht von dem von Pelobates fuscus durch tiefere Einbuchtung seines nasalen Randes ab. Nach der Metamorphose zeigt sich, daß die aus den Partes laterales entstandenen Cornua principalia sich bei manchen Exemplaren von Pelobates ablösen, während sie bei Rana esculenta mit dem Corpus hyoidei fest verbunden bleiben.

Das Basihyoid I.

Das erste Basihyoid haben Rana esculenta und Pelobates fuscus gemeinsam; es verschwindet bei beiden Formen beim Einsetzen der Umwandlung zum ausgebildeten Tier. Gaupp stellte es für Rana fusca fest. Er schreibt: „Bei Rana und so auch bei den bisher untersuchten

Stadien von Pelobates und Bufo ist an derselben Stelle ein sehr fester Gewebezug, der auch von den meisten Autoren richtig (als Ligament) beschrieben wird, zwischen beiden Proc. anteriores ausgespannt und ich sehe in meinem zweiten Stadium zweifellos Knorpelzellen eingestreut, resp. seine mittleren Partien deutlich von hyalinknorpeligem Charakter und so bei allen untersuchten Serien". Bei einer 6,5 cm langen Larve von Alytes obstetricans findet Gaupp noch vor der Pars reuniens und von dieser getrennt ein unpaares, kräftiges Knorpelstück zwischen den Proc. anteriores. Gaupp nennt dieses Knorpelstück gemäß seiner Copula, I. Copula. Ich will das von mir bei Rana esculenta und bei Pelobates fuscus gefundene Knorpelstück entsprechend meinem Basihyoid II als Basihyoid I bezeichnen.

Ridewood, welcher Pelodytes und Alytes untersucht hat, gibt an, daß sich bei Alytes, nicht aber bei Pelodytes und Pelobates ein Basihyoid I findet.

Die Pars reuniens.

Die Pars reuniens erleidet mit dem Basihyoid I dasselbe Schicksal.

Die vier beiderseitigen Ceratobranchialia.

Die Ceratobranchialia, welche als Stützen des Velums auftreten und mit demselben zu Grunde gehen, sind, wie die Zipfel des Velums, bei beiden Familien verschieden. Ceratobranchiale I, II und III gleichen sich bei beiden in der Gestalt und in der Anordnung als Stützen. Ceratobranchiale IV aber ist in seinem Bau durchaus abweichend, ebenso ist Zahl und Form der von ihm gehaltenen Velarzipfel bei beiden Familien eine andre. Bei Pelobates fuscus findet sich bei erwachsenen Larven das vierte Ceratobranchiale stets in der Gestalt wie sie F. E. Schulze angibt. Gaupp schreibt, daß er bei einer untersuchten Pelobatesserie (Larve von 44 mm Gesamtlänge) die Endigung des medialsten Ceratobranchiale in drei Zacken nicht fand und nimmt deshalb an, daß dieses Verhalten für Pelobates nicht konstant sei. Die von Gaupp untersuchte Larve von 44 mm Gesamtlänge, deren medialstes Ceratobranchiale die knieförmige Biegung und den in drei divergierende Äste ausgehenden Endteil nicht zeigt, liegt vor dem Stadium der erwachsenen Pelobateslarve, denn hier hat Ceratobranchiale IV stets die beschriebene Form. Ich habe eine Larve von 27 mm Länge untersucht, die noch keine Extremitäten hat; hier ist das medialste Ceratobranchiale gleichfalls nur in eine Spitze auslaufend, wie Gaupp es fand und wie es bei Rana in allen Entwicklungsstufen der Fall ist.

Die knieförmige Biegung und die drei fingerförmigen Fortsätze des Ceratobranchiale IV, die bei der erwachsenen Pelobateslarve konstant zu finden sind, legen sich also in der Entwicklung erst als eine einfache Spitze an; ein Verhalten, über welches sie bei Rana nie hinausgehen.

Pelobates zeigt jederseits fünf fingerförmig verlängerte Zipfel, von denen die beiden medialsten ganz schwach genähert sind. Rana

esculenta zeigt außer den jederseits fünf nicht fingerförmigen, sondern gesägten Zipfeln noch einen medialen unpaaren, beiden Seiten zukommenden Zipfel, Velarzipfel vier und fünf sind nicht nur wie bei Pelobates ganz schwach genähert, sondern eng aneinandergeschlossen, so daß auch der sie trennende Einschnitt schmäler und nicht so tief wie bei den anderen Zipfeln ist.

Das Basihyoid II.

Das Basihyoid II, welches beiden Formen gemeinsam ist, bildet den Mittelpunkt des späteren Corpus hyoidei. Es zeigt die beiden Formen gleichen Eigentümlichkeiten.

Die beiderseitigen Hypobranchialia.

Am Hypobranchiale sitzt der später vollkommen zu Grunde gehende respiratorische Apparat an und aus ihm gehen alle vom Zungenbein abgehenden Fortsätze hervor, außer den Cornua principalia, die der Pars lateralis des Ceratohyoids ihren Ursprung verdanken. Die Umwandlungsformen sind bei beiden Familien dieselben. Ein Abweichen beider Metamorphosen von einander tritt erst bei den beiden letzten Vorgängen ein. Es ist dies bei Pelobates der Zusammenschluß des Processus confluens mit dem Processus alaris zum Foramen des Nervus hypoglossus und das Loslösen des Cornu principale. Beide Vorgänge treten nur bei Pelobates auf, welcher also in seiner Entwicklung des Zungenbeines das Endstadium der Entwicklung für Rana esculenta und Rana fusca durchläuft, um sich weiter zu differenzieren. Bei Rana esculenta und auch bei Rana fusca bleiben die Cornua principalia mit dem Hyoid fest verbunden. Der Processus confluens kommt bei Rana garnicht zur Anlage, desgleichen bleibt auch der Porcessus alaris frei, er verbreitert sich an seinem Distalende etwas nasad und caudad.

III. Die Verbindung des Kiemen-Zungenbeinapparates mit dem Schädel bei Pelobates fuscus.

Die Verbindung des Kiemen-Zungenbein-Apparates mit dem Schädel.

Einleitung.

Der Zusammenhang, den der Kiemen-Zungenbeinapparat, und nach vollendeter Metamorphose, der Zungenbeinapparat mit dem Schädel hat, erscheint mir so wichtig, daß ich es für berechtigt halte, ihm einen selbständigen Abschnitt in meiner Arbeit zu widmen. Außer, daß ich in dieser Abhandlung auf die Art der Verbindungen einzugehen habe, gibt diese Untersuchung gleichzeitig Aufklärung über das Schicksal des Cornu principale und zeigt, daß dasselbe in keiner Beziehung zur Bildung der Ohrknöchelchen steht.

Terminologie.

Angulus
Capsula auditiva
Ceratohyoid
Condylus des Ceratohyoids
Operculum
Pars lateralis des Ceratohyoids
Plectrum
Processus ascendens
Quadratum

Der Kiemenzungenbeinapparat ist in der Beschreibung der Stadien schon genugsam geschildert worden, so daß ich mit seiner Verbindung mit dem Schädel beginne.

I. Stadium.

(Die Verbindung des Kiemen-Zungenbeinapparates mit dem Schädel bei der erwachsenen Larve von Pelobates fuscus).

Länge 80 mm. Vorderbeine unter der Haut sichtbar. Hinterbein mit längster Zehe gestreckt 25 mm. Schwanz bis zum After 50 mm. Kiefer mit Hornscheiden bedeckt.

Das Quadratum ist durch Palato-pterygoid sive Palatoquadratum von der Capsula auditiva getrennt. Der Processus muscularis sive Processus orbitalis ist hochgewölbt. Das Quadratum läuft mit der longitudinalen Körperachse annähernd parallel.

Bei der erwachsenen Larve von Pelobates fuscus ist der Kiemen-Zungenbeinapparat mit dem Schädel gelenkig verbunden. Diese Verbindungsstelle am Schädel liefert das Corpus suspensorii, welches auf einer Erhebung eine gelenkige Verbindung mit einem, auf dorsaler Fläche der Pars lateralis des Ceratohyoids befindlichen Condylus eingeht. F. E. Schulze beschreibt 1892 p. 4 diese Verbindung folgendermaßen: „Die Corpus suspensorii besitzen an der Unterseite zur Verbindung mit dem Gelenkhöcker des Ceratohyoids auf einer geringen Hervorragung eine ovale sattelförmige Gelenkfläche, deren Randerhebungen medial hinten und lateral vorne herabragen".

Der Condylus zeigt sich als eine starke dorsad gerichtete Anschwellung der Pars lateralis des Ceratohyoids, von der aus die sie begrenzenden Teile in nahezu einem rechten Winkel zu einander liegen.

II. Stadium.

(Die Verbindung des Kiemen-Zungenbeines mit dem Schädel während der Metamorphose.)

Länge der Larve 70 mm. Hinterbeine mit längster Zehe bis Mitte Becken gemessen 28 mm. Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein gemessen 15 mm. Schwanz 41 mm lang. Der proximale Teil des Quadratknorpels hat die Capsula auditiva noch nicht erreicht.

Der Processus muscularis sive Processus orbitalis und die Lamina pterygo-temporalis sind noch zum Teil erhalten. Ebenso das Tegmen

tympani. Der Quadratknorpel steht zur longitudinalen Körperachse in einem Winkel von 24 %.

In diesem in der Schädelentwicklung bedeutend vorgeschrittenen Stadium ist die Condylus-Angulus-Verbindung die gleiche, wie bei der erwachsenen Larve geblieben. Das Quadratum neigt sich dem vorhergehenden Stadium gegenüber ventrad, verbunden mit einem Zurückweichen gegen die Capsula auditiva, an ihr ist das Operculum zu erkennen.

III. Stadium.

(Die Verbindung des Zungenbeinapparates mit dem Schädel zu der Zeit, in welcher der proximale Teil des Quadratknorpels die Capsula auditiva berührt.)

Kröte von 45 mm Gesamtlänge. Hinterbeine mit längster Zehe bis Mitte Becken gemessen 35 mm lang. Vorderbeine mit längster Zehe bis Mitte Brustbein gemessen 18 mm lang. Schwanz 13 mm lang. Am Schädel sind bereits viele Deckknochen in der Ausbildung begriffen. Der proximale Teil des Quadratums stößt kaudad an die Capsula auditiva. Der Processus muscularis sive Processus orbitalis, die Lamina pterygo-temporalis und das Tegmen tympani sind bereits resorbiert.

Der Condylus des Ceratohyoids hat auf diesem Stadium seine Verbindung mit dem Angulus aufgegeben, er greift nicht mehr dorsal in den Angulus ein, sondern liegt dem Quadratknorpel lateral an. Dieses laterale Anliegen des Condylus am Knorpel des Quadratums und das damit stattfindende Zugrundegehen einer Gelenkverbindung, wie sie der dorsale Angulus mit seinem ventralen Condylus darstellte, ist zumeist auf die Verschiebung des Quadratums zurückzuführen, das Zurückweichen desselben ist der Grund dieses Aushebens des Condylus aus seiner Gelenkpfanne. Der Condylus des Ceratohyoids ist noch gut ausgebildet vorhanden, während die Angulusstelle schon verschwunden ist. Am medialen lateralen Teile des Quadratknorpels sind Deckknochen in Ausbildung begriffen, die in dem ventral gelegenen Teile stärker ansetzend sich dorsad verschmälernd den Condylus des Ceratohyoids vom Quadratknorpel trennen. Während der stattgehabten Loslösung vom Quadratum ist das Ceratohyoid einen neuen Zusammenhang eingegangen und zwar verbindet es sich nun mit dem ventralen Boden der Capsula auditiva. Die Art dieser Verbindung ist von mir genauer verfolgt worden. Beim Eintritt der Loslösung vom Quadratknorpel wächst dicht an dem kaudalen Rande des Condylus ein neuer Knorpelfortsatz heraus, der dorsad in die Höhe steigend die Verbindung mit der Capsula auditiva herstellt. Dieser aufsteigende Fortsatz, des Processus ascendens, ist demnach eine caudal vom Condylus des Ceratohyoids aus der dorsalen Firste des Processus lateralis des Cerahyoids hervorsprossender Fortsatz, der ein dorsades Wachstum des am meisten dorsad gewandten Teiles der Pars lateralis darstellt, nicht aber aus einem Emporwachsen aus dem alten Condylus zu deuten ist. Der Processus ascendens, welcher wiederholt mit der Bildung der Ohrknöchelchen bei den Anuren in Verbindung gebracht

worden ist, hat mit derselben nichts zu tun. Die Anlage der Pars interna plectri bei Pelobates verdankt ihr Entstehen lediglich einem nasal vom Operculum liegenden Bindegewebe.

Gegenüber den vorhergehenden Stadien fällt besonders die ventrade Drehung und das gleichzeitig damit wirkende stattgehabte Zurückweichen des Quadratums gegen die Capsula auditiva auf. An der Capsula auditiva ist das Operculum sichtbar. Das Ceratohyoid zeigt auf der seitlichen Ansicht den Processus lateralis, der hingegen den früheren Stadien an seinem caudalen Ende schon bedeutend eingeschmolzen ist.

Beachtenswert ist die alte Condylusverbindung, welche nun mehr und mehr verschwindet und schon hier nicht mehr ihre einstige Funktion besorgt. Dorsal vom Condylushöcker sprosst ein neuer Fortsatz hervor, der Processus ascendens, er übernimmt die einstige Funktion des Condylus, indem er eine Verbindung des Zungenbeines mit dem Schädel herstellt.

IV. Stadium.

(Die Verbindung des Zungenbeinapparates mit dem Schädel des eben entwickelten Pelobates). Schwanz resorbiert.

Die im vorigen Stadium angeführten beiden Verbindungen bestehen noch neben einander. Die Verbindung des Zungenbeins mit der Capsula auditiva ist stärker entwickelt, von hier zieht das Hyoid laterad zum Quadratknorpel, seine Befestigungsstelle ist der Condylus Die Verbindung mit der Capsula auditiva ist durch den Processus ascendens hergestellt.

V. Stadium.

(Die Verbindung des Zungenbeinapparates mit dem Schädel bei dem völlig erwachsenen Pelobates.)

Bei dem völlig erwachsenen Pelobates findet sich nur noch die Verbindung des Processus ascendens mit der Capsula auditiva.

Zusammenfassung.

Beim Zugrundegehen des Condylus-Angulus-Gelenkes sucht das Zungenbeinhorn eine Befestigung an der Capsula auditiva. Das Condylus-Angulus-Gelenk als solches geht zu Grunde, aber es besteht eine Verbindung an dieser Stelle noch einige Zeit fort.

Der zur Ohrkapsel aufsteigende Processus ascendens des Hyoids ist eine sekundäre Bildung, es entsteht zur Zeit der Metamorphose durch Auswachsen des dorsalsten Teiles der Pars lateralis des Ceratohyoids und bildet die definitive Verbindung des Hyoids mit dem Schädel.

Pelobates verglichen mit Rana und Bombinator.

Im Hinblick auf die Verbindung des Zungenbeins mit dem Schädel erscheint ein Vergleich der drei Gattungen interessant.

Bei Rana und bei Pelobates ist, nachdem das Zungenbein eine Befestigung an der Capsula auditiva erlangt hat, hiermit der Untergang des Condylus-Angulus-Gelenkes und der an dieser Stelle bei jungen Kröten sich findenden und einige Zeit bestehenden Verbindung gegeben.

Bombinator verhält sich in dieser Hinsicht, wie aus den von mir untersuchten ausgewachsenen Exemplaren ersichtlich, anders. Bei Bombinator igneus scheinen beide Verbindungen dauernd neben einander bestehen zu bleiben. Ich habe sie bei allen von mir untersuchten erwachsenen Feuerunken gefunden. Über das Vorkommen einer doppelten Befestigung des Hyoids bei Bombinator wird schon von Iwanzoff berichtet. Iwanzoff läßt aber die Ohrkapselverbindung auf dem Operculum sich ansetzen, ein Verhalten, welches ich bei keinem Exemplar beobachtet habe. Zum Operculum zieht wie bei Rana und Pelobates so auch bei Bombinator igneus der Musculus levator scapulae superior mit dem Teil seiner Fasern, die als Pars opercularis bezeichnet werden. Eine Ansatzstelle des Processus ascendens des Hyoids an dem Operculum kann ich mir als normal nicht erklären, wohl aber scheint mir ein solches Verhalten auf Wachstumsstörung zurückgeführt, begründet.

Rana gleicht in dem Verhalten seiner Zungenbein-Schädelverbindung Pelobates.

IV. Untersuchungen über die Entwicklung des Operculums und des Plectrums bei Pelobates fuscus.

Einleitung.

Zu dieser Untersuchung leitete mich die vielberührte Frage: Hat das Hyoid irgend welchen Anteil an der Bildung der Ohrknöchelchen? Nach meinen Arbeiten über die Entwicklung des Zungenbeines, mußte ich diese Frage verneinen; ich hatte die Anheftung des Zungenbeinhornes an der Capsula auditiva genau verfolgt, und dabei keinen räumlichen Zusammenhang mit dem Plectrum wahrgenommen. Außerdem schien mir ein Zusammenwirken beider Teile völlig ausgeschlossen, da ich die Ausbildung des Operculums und die Anlage des Plectrums schon in einer Zeit sah, in welcher der dorsal gelegene Gelenkhöcker des Ceratohyoids noch mit dem Angulus des Corpus suspensorii des Quadratums artikulierte, das Hyoid also noch keinerlei Verbindung mit der Capsula auditiva hatte. Es interessierte mich daher, festzustellen, welchen Teilen das Operculum und das Plectrum bei Pelobates fuscus ihr Entstehen verdanken. Es liegt nun gerade über diesen Gegenstand eine reiche Literatur vor, so daß in Rücksicht hierauf und im Hinblick auf die Arbeiten Gaupps auf diesem Gebiete, diese Untersuchungen nur als eine Wiederholung längst bekannter und allgemein angenommener Tatsachen erscheinen könnten, was jedoch in Anbetracht der, zwischen Rana und Pelobates, gerade in der Ausbildung des Gehörorgans bestehenden Verschiedenheiten nicht zutrifft. Anderseits aber sind die besonders genau von Gaupp bei

Rana verfolgten Entwicklungserscheinungen doch noch nicht so zum Allgemeingut geworden, daß eine erneute Untersuchung, selbst nahe verwandter Arten immerhin von Wert erscheinen muß, besonders man wenn in Betracht zieht, daß unsere gebräuchlichsten Lehrbücher in Betreff der Ranidencolumella und auch des Operculums immer noch die Ansicht vertreten, nach welcher die Columella, das ist Operculum und Plectrum, vom Hyoid gebildet würde.

Was die reiche über die Ohrknöchelchen bestehende Literatur anbetrifft, so will ich Gaupp sprechen lassen, der das Thema der Schädelentwicklung wohl am exaktesten und genauesten bearbeitet hat. Er schreibt:

„Die Entwicklung der Teile des schallleitenden Apparates bei Fröschen ist noch keineswegs ein besonders sorgfältig bearbeitetes Gebiet, wie man vielleicht vermuten könnte, angesichts der großen Literatur, die schon über die Gehörknöchelchen im allgemeinen und ihre Homologien bei den einzelnen Wirbeltierklassen besteht. Auffallenderweise ist gerade in diesen wichtigen Fragen von der Erforschung und Benutzung embryologischer Tatsachen nur zu sehr und zu oft abgesehen und alle Erkenntnis von der vergleichenden Betrachtung allein erwartet worden. Die Herbeiziehung der Entwicklungsgeschichte hätte hier von manchen Irrtümern bewahren können."

Am Anfang seiner allgemeinen und vergleichenden Bemerkungen schreibt Gaupp: „In vergleichend anatomischer Hinsicht wäre natürlich gerade über dieses Kapitel sehr viel zu sagen, indessen liegen darüber zwar sehr viel Hypothesen, aber nur sehr wenige brauchbare Beobachtungen vor usw."

Aus diesen Worten des auf diesem Gebiet so verdienstvollen Autors, mag schon genugsam hervorgehen, daß weiteren Untersuchungen über die Ohrknöchelchen der Anuren ein gewisser Wert nicht abzusprechen ist.

Geschichtlicher Rückblick.

In aller Kürze will ich eine Übersicht der Literatur geben, die zugleich die verschiedenen Ansichten der Forscher wiedergibt.

Cuvier gibt im Wesentlichen zutreffende Angaben, er beschreibt das Operculum als knorpelige Scheibe und das Plectrum als einen damit artikulierenden Stil.

Dugès gibt dasselbe an, nennt aber auch schon den bei Rana vorkommenden Processus superior.

Parker erkennt die Teile richtig und scheidet auch das Operculum von dem Plectrum oder Columella.

Hasse und auch Retzius geben an, daß das Operculum nicht ein besonderer Teil sei.

Cope dagegen beschreibt richtig das Operculum als eine eigene Bildung.

Rathke geht genauer darauf ein und meint, daß Operculum und Columella nicht die Reste von Kiemenbögen sein können. Die

Anlage der Columella, die Rathke als einen Faden verfolgt, gibt er als von dem Operculum entspringend an, was nicht zutrifft.

Reichert ist der Meinung, daß das Operculum als ein Teil der Capsula auditiva sich aus dieser herauslöst. Bei Rana fusca und anderen Anuren scheint ihm die Entstehung der Ohrknöchelchen aus der oberen Partie des zweiten Kiemenbogens wahrscheinlich.

Parker teilt die Meinung von der Entstehung des Operculums mit Reichert, die Columella läßt er vom Hyoid herkommen.

Gadow bezeichnet die Columella und das Operculum bei Urodelen und Anuren als Hyomandibulare demnach also zum Hyoidbogen gehöre.

Cope stellt die Columella als im äußeren Teil selbständig, im inneren Teil von der Ohrkapsel her verknorpelnde Bildung dar.

Villy gibt richtig an, daß weder der Mandibularbogen noch der Hyoidbogen Anteil an der Bildung der Columella haben, die Columella verdanke der Capsula auditiva ihre Entstehung.

Killian teilt dieselbe Ansicht.

Gaupp endlich, der mit Hilfe der Bornschen Plattenmethode gearbeitet, die Vorgänge am genauesten darlegt, erkennt die Columella oder das Plectrum, wie er sie später nennt, in den Teilen Pars interna und Pars media Plectri als von der Capsula auditiva herrührend bei der Pars externa Plectri läßt er die Möglichkeit bestehen, daß Teile, die vom Palatoquadratum kommen, sich an ihrer Bildung beteiligen.

Die Ergebnisse der Forschung über die Entstehung der Ohrknöchelchen.

Die Resultate dieser Forschung faßt Gaupp in Hertwigs Entwickulngsgeschichte der Wirbeltiere in drei Typen zusammen, den Amphibientypus, den Sauropsidentypus und den Säugertypus.

Der Amphibientypus.

Bei keinem Amphibium ist ein genetischer Zusammenhang der Columella mit dem Hyalbogen nachgewiesen.

Der Sauropsidentypus.

Die Sauropsidenkolumelle ist hyalen Ursprungs.

Der Säugertypus.

Drei Knochen. Es gehören genetisch an der Stapes dem Hyalbogen; der Incus und der Malleus dem Mandibularbogen.

Modifikationen des Amphibientypus.

Das Einheitliche des Amphibientypus besteht, wie schon angeführt, darin, daß bei keinem in Betreff dieser Verhältnisse zureichend untersuchten Amphibium ein Zusammenhang des Hyalbogens mit der Columella nachgewiesen wurde.

Innerhalb dieses Typus aber zeigt der schallleitende Apparat große Verschiedenheiten, von denen ich, da es in engem Zusammenhang mit meiner Arbeit steht, wenigstens drei Ausbildungen anführen will. Die niedrigste Anordnung findet sich bei Salamandra und bei Bombinator, also bei Urodelen und Anuren, in beiden Fällen ist im entwickelten Zustand nur ein Operculum vorhanden.

Bei Pelobates find ich, bei dem erwachsenen Tier ein Operculum rings von der verknöcherten Capsula auditiva umgeben, die aber nasal und nasi-ventral durch das Plectralgewebe vom Operculum getrennt ist.

Nasal ist die Capsula auditiva und auch der nasale und ventrale Rand des Operculums von einer Knorpelfläche überdeckt, der Crista praeopercularis. Auf einer fenestra dieser Crista sitzt das Plectrum, welches bei Pelobates aus zwei Knöchelchen besteht, auf. Rana fusca zeigt den schallleitenden Apparat in höchster Ausbildung. Es findet sich ein Operculum und das Plectrum besteht aus drei Teilen einer knorpeligen Pars interna, einer knöchernen Pars media und einer knorpeligen Pars externa Plectri, von welcher der Processus superior abgeht.

Über die Lage, Gestalt und Anordnung der einzelnen Teile ist von den verschiedenen Autoren berichtet worden, ich kann also hier nur auf die Arbeiten, besonders Gaupps, verweisen. Die zahlreichsten Abbildungen gibt Parker in seinen Werken.

Die Vorstudien und einleitenden Übungen machte ich an Larven und ausgewachsenen Tieren von Rana esculenta, indem ich, schrittweise vorgehend, die rechte Schädelseite des Tieres in möglichst feine Rasiermesserschnitte zur Lupenbetrachtung aufteilte und die linke Seite dann in entsprechend gelegte Schnitte mit dem Mikrotom zerlegte, um sie mit dem Mikroskop zu untersuchen. So vorbereitet begann ich meine Untersuchungen an Pelobates. Von all meinen untersuchten Exemplaren will ich der klaren Schilderung wegen, nur wenige auswählen, die den Entwicklungsvorgang besonders gut zeigen.

Terminologie.

Capsula auditiva
Condylus occipitalis
Cornu principale
Crista praeopercularis
Foramen occipitale
Foramen ovale secundum
Foramen perilymphaticum
Fovea fenestrae ovalis
Operculum
Pars interna plectri
Pars media plectri
Plectrum
Processus ascendens
Quadratum
Tegmen tympanicum

Eigene Untersuchungen.

I. Stadium.

(Foramen ovale secundum).

Larve von 35 mm Gesamtlänge. Hinterbeine als ganz kleine Stummel von 1 mm Länge sichtbar.

Um den Entwicklungsstand der Larve genauer zu charakterisieren, gebe ich die am caudalen Teile des Craniums sich findenden Eigentümlichkeiten in folgendem, bei dem ersten Stadium außer in der Zeichnung, auch im Text an. Auf allen übrigen Stadien sind dieselben nur auf den Figuren angegeben.

Mehr caudad und zugleich mediad vom Foramen ovale secundum und nur durch die Condyli occipitales vom Foramen occipitale getrennt, finden sich neben einander liegend zwei engere Foramina, medial das Foramen jugale, die Durchtrittstelle des Nervus, lateral das Foramen perilymphaticum inferior. Lateral legt sich der Capsula auditiva das Tegmen tympanicum an, mit einem dorsalen und einem ventralen Teil sich an die dorsale und an die ventrale Kante der Capsula auditiva stemmend, dazwischen ein Foramen herstellend. Die schallleitenden Apparate betrifft folgendes: Die knorpelige Capsula auditiva zeigt ein caudad und laterad sich öffnendes Foramen, es ist das sekundäre Foramen ovale, welches durch Verschluß des primären Foramen entstanden ist. Das Foramen ovale secundum ist von dünn-knorpeligem Gewebe eingenommen, dem Ursprungsgewebe des Operculums.

II. Stadium.

(Operculum, Plectralanlage.)

Larve von 75 mm Gesamtlänge. Hinterbeine gestreckt 5 mm lang.

Die Verknorpelung des Foramen ovale secundum ist bedeutend weiter vorgeschritten, so daß schon die ganze Form desOperculums knorpelig ausgebildet ist. Am nasalen und auch an dem etwas nasiventralen Rande ist das Foramen ovale secundum nicht vom Opercularknorpel eingenommen, sondern noch gewebig ausgefüllt. In diesem Gewebe macht sich eine ganz kleine Knorpelerhöhung bemerkbar, die erste Anlage des Plektrums. Überdeckt wird der gewebig angefüllte Raum von der Anlage einer Knorpelfalte, der Crista praeopercularis.

III. Stadium.

(Plectrum.)

Larve von 59 mm Gesamtlänge, Hinterbeine gestreckt 33 mm. Vorderbeine gestreckt 18 mm lang.

Der halbmondförmige lateral vom Operculum gelegene gewebig erfüllte Raum, der die Ursprungsstätte des Plectrums darstellt, wird von der Crista praeopercularis überdacht, die selbst noch über den lateralen und lateri-ventralen Rand des Operculums hinübereicht. Bei ihrem mediaden Vordringen ist die Crista praeopercularis um den, nun durch sie hindurchtretenden Teil der Pars interna plectri herumgewachsen.

IV. Stadium.

(Das Plectrum verbindet sich mit der Crista praeopercularis.)

Junge Kröte. Schwanz resorbiert. Auf dieser Entwicklungsstufe ist das Plectrum eine Verbindung mit der Crista praeopercularis eingegangen, von der es auf der Medialseite umschlossen wird. Der medial von der Crista praeopercularis gelegene, die Anlage des Plectrums darstellende Knorpelkern, ist resorbiert, nur ein gewebiger Zug findet sich noch. Das Plectrum selbst ist umhüllt von Gewebe, welches zum Knorpel des Quadratums hinzieht.

Beachtenswert ist, daß erst jetzt das Cornu principale des Hyoids die Verbindung mit der Capsula auditiva durch den Processus ascendens erlangt.

V. Stadium.

(Das Plectrum wächst aus, der distale Teil sitzt als rundlicher Kern auf.)

Junge Kröte, Schwanz resorbiert.

Der proximale, der Crista praeopercularis aufsitzende Teil des Plectrums zeigt schwächere Verbindung mit seiner Ansatzstelle. Ein Gewebezug führt in die Fovea ovalis, welche den, medial von der Crista praeopercularis befindlichen Raum darstellt. Am distalen im Gewebezug zum Quadratknorpel hin verknorpelnden Teil des Plectrums, zeigt der distalste eine Sonderung als rundlicher Knorpelkern: es ist die Pars media plectri.

VI. Stadium.

(Vom Plectrum sondert sich der distale Teil ab.)

Junge Kröte.

Der als rundlicher Knorpelkern aufgetretene distalste Teil des Plectrums, die Pars media hat sich abgesondert und sitzt auf schräger Fläche dem proximalen Teil des Plectrums der Pars interna auf, der kegelförmige Gestalt angenommen hat. Die Spitze des Kegels ist die Ansatzstelle auf der Crista praeopercularis.

VII. Stadium.

(Der distale und proximale Teil des Plectrums verschmelzen durch Verknöcherung.)

Ausgewachsene Kröte.

Lateri-ventral ist das Operculum von der stark entwickelten Crista praeopercularis überwachsen. Das Plectrum besteht aus zwei Teilen, dem proximalen der Crista praeopercularis aufsitzenden Teil, der basal knorpelig geblieben ist, der Pars interna und dem sich anschließenden und durch den Vorgang der Ossifikation mit dem proximalen Teil verschmolzenen distalen Stück der Pars media plectri. An der Stelle, an welcher das Plectrum der Crista praeopercularis aufsitzt, ist diese offen und wird von Gewebe, welches das Plectrum mit seinem Ausgangspunkt, der Fovea ovalis verbindet, durchzogen. Die Durchtrittsstelle kann man, da sie bei

alten Tieren rings geschlossen ist, als eine Fenestra bezeichnen. Sie entsteht durch Umwachsung der Crista praeopercularis. Außer diesen beiden, der Crista praeopercularis an der Außenfläche ansitzenden miteinander verwachsenen Knöchelchen, findet sich vom Plectrum nichts mehr vor, die Fovea ovalis, welche bei Rana die Ansatzstelle für die knorpelige Pars interna plectri ist, beherbergt keinen Plectralknorpel. Der Ansatz des knorpeligen Plectrums bei der erwachsenen Pelobates beginnt also erst an der Außenfläche der Crista praeopercularis.

Vom Hyoid ist zu bemerken, daß als einzige Verbindung mit dem Schädel nur noch der Processus ascendens, der sich in das Cornu principale fortsetzt, vorhanden ist.

Genese der Teile des Plectrums.

Eine Genese der Teile des Plectrums kann nur mit Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte gegeben werden; eine Erklärung der einzelnen Knorpel nur in Rücksicht auf die Ausbildung, wie sie sich bei dem völlig erwachsenen Pelobates zeigen, müßte zu Irrungen führen.

In der Ontogenie sind bei Pelobates am Plectrum zwei Knorpelteile zu unterscheiden, ein proximaler und ein distaler, beide verknöchern später, der distale stärker als der proximale Abschnitt.

Das basale Ende des proximalen Teiles des Plectrums ist die Anlage des Pectrums, sie stellt den proximalsten Teil der Pars interna plectri dar, einer bei Rana knorpelig bleibenden konvexen Knorpelkuppe, die den nasalsten Teil der Fovea ovalis berührt, und welche bei Rana medial in der von der Crista praeopercularis hergestellten Knorpelhöhlung bleibt.

Bei Pelobates ist dieser Teil der Pars interna plectri nur vorübergehend vorhanden. Er ist der Bildungskern des Plectrums und liegt als solcher medial von der Crista praeopercularis, die sich bei Pelobates sehr stark entwickelt. Sobald nun der aus dieser Plectralanlage hervorwachsenden Knorpelstab über die Crista praeopercularis hinauswächst, um sich dann mit ihr zu verbinden, wird die medial von der Crista praeopercularis liegende Knorpelanlage des Plectrums rückgebildet.

Hiermit ist der proximalste Teil der Pars interna plectri zu Grunde gegangen und der distale Teil der Pars interna plectri entwickelt sich weiter. Er verengt sich an seiner Ansatzstelle auf der Crista praeopercularis und wächst gleichzeitig zum Quadratknorpel hin in die Länge. Bei diesem Wachstum tritt an seinem distalen Ende ein gesondertes, rundliches Knorpelstückchen auf, dessen Sonderung im Laufe der Entwicklung immer deutlicher wird. Es ist die Pars media plectri. Beide Teile, die Pars interna plectri und die Pars media plectri verknöchern später zu einem Stück. Die Verknöcherung der Pars media plectri ist eine intensivere, als die der Pars interna, welche sich an ihrer Ansatzstelle an der Crista praeopercularis noch knorpelig erhält.

Ich halte den zu Grunde gehenden proximalsten, medial von der Crista praeopercularis in der Fovea ovalis liegenden Anlageteil des Plectrums, für den proximalsten Teil der Pars interna plectri, den von der Crista praeopercularis ausgehenden Teil für den distalen Teil der

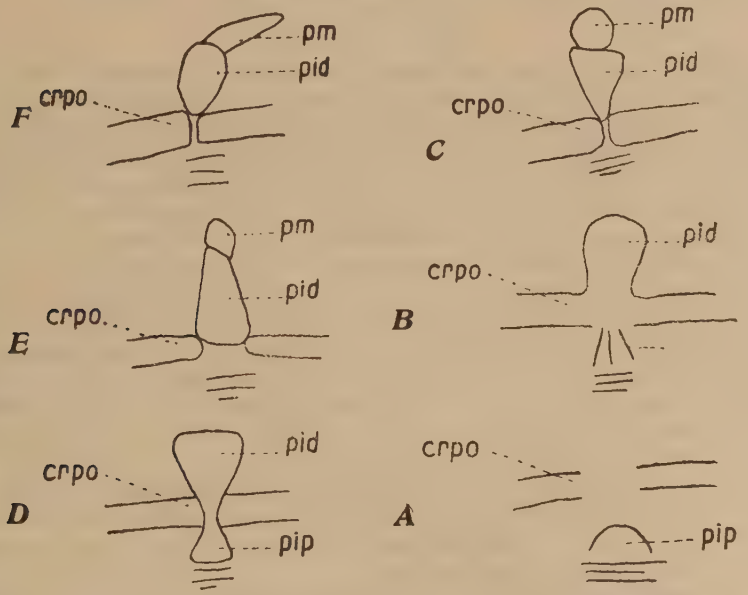
Pars interna plectri, den sich ihm distal aufsetzenden und in der Entwicklung von ihm gesonderten Teil für die Pars media plectri.

Es verknöchern später die Pars media und die Pars interna plectri, welche letztere nur an ihrer Basis knorpelig bleibt.

Eine Pars externa plectri, wie sie bei Rana besteht, kommt bei Pelobates nicht zur Anlage.

Die Eigentümlichkeiten der Crista praeopercularis bei Pelobates bestehen darin, daß dieselbe in ihrem caudaden Wachstum über das Plectrum hinüberziehend den nasi-ventralen Rand des Operculums noch überdacht. Ventrad ragt sie, wie ja auch bei Rana, etwas über den Rand des Operculums hinüber.

Die Verbindung des Plectrums mit der Fovea ovalis besteht in einem, der Anlage des Plectrums entstammenden Bindegewebe, welches sich mit dem nasalsten Teil der Fovea ovalis verbindet, indem es vom distalen Teil der Pars interna plectri durch eine Fenestra in der Crista praeopercularis hindurchzieht. Bei sehr alten Tieren findet sich auch diese Verbindung nicht mehr, und der distale Teil der Pars interna plectri (der proximale stellte die vorübergehende Anlage des Plectrum dar) setzt sich der Crista praeopercularis schwach beweglich auf.



Textfig. 2. Entwicklung des Plectrums von Pelobates fuscus, schematisch, von unten nach oben fortschreitend. Figurenerklärung: pip Pars interna plectri (pars proximalis), pid Pars interna plectri (pars distalis), pm Pars media plectri, crpo Crista praeopercularis.

Die Fenestra der Crista praeopercularis wird von dieser, durch Umwachsung des Plectrums gebildet.

Die Entwicklung des Plectrums ist schematisch durch die Textfigur 2 wiedergegeben. **

Die Entwicklung des Operculums.

Die Entwicklung des Operculums will ich kurz noch einmal wiedergeben. In der sekundären Fenestra ovalis tritt Verknorpelung des Bindegewebes ein und so entsteht in ihrem caudalen Teil das Operculum, der nasale bleibt noch bindegewebig und ist die Ursprungsstätte des Plectrums.

Vergleich mit Rana fusca, Rana esculenta und Bombinator igneus.

Ein Vergleich mit Bombinator wäre in der Hinsicht interessant, ob hier auch der medial von der Crista praeopercularis liegende Teil der Pars interna plectri zur Ausbildung kommt. Bei einem von mir untersuchten alten Exemplar habe ich von einer solchen Bildung nichts gefunden, es scheint demnach das Plectrum Bombinator igneus erwachsen gänzlich, vielleicht auch schon in der Anlage zu fehlen. Verglichen mit den Raniden fehlt Pelobates die Pars externa plectri, bei deren Bildung Material vom Palatoquadratum kommend, Anteil haben soll.

Über die Funktion des Operculums und des Plectrums.

Über die Funktion des Operculums ist nichts bekannt. Die Übertragung der Schallwellen wird bei Rana vom Plectrum, welches in einer geräumigen Tuba zum Typanicum führt, besorgt. Bombinator und Pelobates besitzen keine Tuba, Bombinator auch nicht einmal ein Plectrum. Bei Pelobates führt das Plectrum, welches auf der Crista praeopercularis aufsitzt, umgeben von Plektralgewebe, zum Knorpel des Quadratums hin, es erreicht diesen aber nicht, sondern endet in dem weiter ziehenden Bindegewebe. Bei Bombinator igneus findet sich auch kein Plectrum mehr. Ob sich bei Bombinator der proximalste Teil der Pars interna plectri vorübergehend medial von der Crista praeopercularis anlegt, wäre zu untersuchen, desgleichen die Bildung der Crista praeopercularis. Auffällig ist, daß die Formen mit rudimentärem Gehörgang und rückgebildeten schallleitenden Apparaten bedeutend höhere Stimmen haben, als z. B. die Raniden mit hochentwickelten Gehörorganen.

Die Anordnung der verschiedenen schallleitenden Apparate ist am besten aus den Abbildungen Parkers zu ersehen, ihr Verhalten in Hinsicht der Schwingungszahl der Töne ist, soviel mir bekannt, noch nicht berücksichtigt worden.

Vom Operculum wäre noch die interessante Tatsache zu erwähnen, daß sich auf ihm ein Teil der Muskeln des Musculus levator scapulae superior ansetzt, welcher zur Ventralseite der Scapula zieht. Das Operculum ist mit seinem dorsalen Rande fest, mit seinem ventralen Rande beweglich mit der Capsula auditiva verbunden. In welchem Verhältnis die Muskelfasern zu dem beweglichen Operculum stehen, wäre zu untersuchen.

Literatur.

1. Bardeleben von, K. Die Homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. C. R. Ass. T. 7 p. 140. Verh. anat. Ges. 19. Vers. p. 16—17.
2. Boulenger, G. A. Brit. Mus. Catalogue of Batrachia Salentia 2nd. Ed. London 1882.
3. Cope, E. D. Batrachia of North Amerika Bull. United States National Mus. Nr. 34, 1889.
4. Derselbe. On the relations of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia. Journal of Morphologie II. 2. 1889.
5. Cuvier, G. Ossemens fossiles. Tome cinquième IIe partie Paris 1824.
6. Dugès. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batrachies à leurs différents ages. Memoires présentés à l'Academie royale des sciences. Tome sixième Paris 1835 p. 1—216.
7. Ecker, A. Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1894.
8. Gadow, H. On the modifications of the first and second visceral arches with espicial reference to the homologie of the auditory ossicles. Phil. Trans. vol. 179. 1888.
9. Gaupp, E. Anatomie des Frosches. Braunschweig 1896.
10. Derselbe. Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morphologische Arbeit. G. Schwalbe. Bd. II. 1893.
11. Derselbe. II. Das Hypobranchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. Morph. Arb. G. Schwalbe Bd. III. 1894.
12. Derselbe. Die Nichthomologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. Verf. Anat. Ges. 19. Verh. 125—14 7 Fig. C. R. Ass. Anat. T. 7. p. 159—161.
13. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
14. Hasse, C. Das knöcherne Labyrinth der Frösche. Anatom. Studien I. Leipzig 1873.
15. Hertwig, O. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. III. Jena 1906.
16. Hertwig, O. Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. Anat. 1874.
17. Hoffmann, C. K. Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Bronn) Amphibien Bd. VI Abt. 2 Leipzig und Heidelberg 1873—78.
18. Lundvall, Halvar. Demonstration embr. Knorpelskelette. Anatom. Anz. Bd. 25. 1904. No. 7 und 8.
19. Meckel, J. F. Über das Zungenbein der Amphibien. Deutsches Archiv für Physiologie. Bd. IV. Halle u. Berlin 1818. pp. 223—243.

19a. Derselbe. System der vergleichenden Anatomie. IV. Teil. Halle 1829.

20. Naue, H. Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XIII. Leipzig 1890. pp. 129—176.

21. Nowikoff, M. Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der hyalinen Knorpelgrundsubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90. 1908.

22. Derselbe. Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von Haliotis tuberculata. Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

23. Owen, R. Anatomie of Vertebrates. Vol. I. London 1866.

24. Parker, W. K. On the Structure and Development of the Scull in the common Frog. Phil. Trans. Rog. Soc. vol. 161 London 1871 (1872).

25. Derselbe. On the Structure and Development of the Scull in the Batrachia Part III. Phil. Trans. Roy. Soc. vol. 172 London 1881 (1882).

26. Derselbe. On the Structure and Development of the Scull in the Batrachia vol. 166. 1876.

27. Rathke, H. Anatomisch physiologische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga und Dorpat 1832.

28. Reichert, C. B. Vergl. Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

29. Retzius, C. B. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881.

30. Ridewood. On the Structure and Development of the Hypobranchial Sceleton and Larynx in Xenopus and Pipa. Journ. Linn. Soc. (Zool.) vol. XXVI. London 1897. pp. 53—128

31. Derselbe. On the Structure and Development of the Hyobranchial Sceleton of the Parsley Frog (Pelodytes punctatus). Proceedings of the Zool. Soc. of London 1897. p. 577.

32. Saint-Ange, Martin, J. G. Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la metamorphose des Batraciens. Annales des Sciences naturelles. Tome XXIV. Paris 1831.

33. Schulze, F. E. Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung. Über das Epithel der Lippen der Mund-Rachen und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Aus den Abhandlungen der Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Jahre 1888.

34. Derselbe. Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Mitteilung. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, Respiratorische Anhänge u. Atmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Aus den Abhandlungen der

Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Jahre 1892.

35. Sewertzow. Über einige Eigentümlichkeiten in der Entwicklung und im Bau des Schädels von Pelobates fuscus. Bull. de la société imp. des nat. de Moscou No. 1. 1891.
36. Stannius, H. Handbuch der Zool. Th. II. Buch 2. Zootomie der Amphibien. Berlin 1856.
37. Stöhr, P. Zur Entwicklung des Anurenschädels. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. Bd. XXXVI. Leipzig 1882 pp. 68—103.
38. Villy, Fr. The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quarterly Journal of Microscop. Science 1890.
39. Walter, F. Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. Jen. Zeitschr. Bd. XXI. (n. F. XIV) Jena 1887 pp. 1—45.
40. Wiedersheim, R. Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrbuch III. 1877.
41. Wijhle, van. A new methode for demonstrating cartilaginous mikroskeletons. Koninklyke Akad. Weterschapped to Amsterdam. Proceed. of the Meeting of Saturday April 19 1902.
42. Ziegler. Modelle betr. Primordialkranium und Visceralskelett von Rana fusca.

Mein Lebenslauf.

Am 29. März 1882 wurde ich Konrad Hermann Walter Kothe, evangelischer Konfession, zu Bromberg als Sohn des Direktors der Militär-Vorbereitungsanstalt daselbst geboren. Ich besuchte das Gymnasium und das Realgymnasium meiner Vaterstadt und erwarb mir an letzterer Anstalt am 19. März 1906 das Reifezeugnis. Den Studien ging ich zu Berlin und Halle nach, hörte die Vorlesungen und besuchte die Kurse der Herren Dozenten: Branca, Brauer, Deegener, Dilthey, Doebener, Grenacher, Grund, Hartmann, Heymons, Jaeckel, Klebs, Kossinna, Küster, Möbius, Paulsen, Riehl, Schwendener, F. E. Schulze, Solger, Taschenberg.

Meinen verehrten Lehrern sage ich aufrichtigen Dank.

Berlin, im Juli 1909.

Gedruckt in
Kroll's Buchdruckerei, Berlin S.
Sebastianstrasse 76